

TARTU ÜLIKOOL

Loodus- ja Tehnoloogiateaduskond

Ökoloogia ja Maateaduste Instituut

Botaanika osakond

Margit Nõgene

**Hübriidhaava (*Populus tremula* L. × *P. tremuloides* Michx.)
lehepinna dünaamika suurendatud õhuniiskuse tingimustes**

Magistritöö keskkonnatehnoloogia erialal

Juhendajad: teadur Arvo Tullus (PhD),
vanemteadur Anu Sõber (PhD)

TARTU 2014

SISUKORD

1. TEOREETILINE SISSEJUHATUS	3
1.1. Kliimamuutus	3
1.2. Keskkonnategurite mõju lehepinna suurusele ja lehtede omadustele	4
<i>1.2.1. Valguse mõju</i>	4
<i>1.2.2. Temperatuuri mõju</i>	5
<i>1.2.3. Õhuniiskuse mõju</i>	6
<i>1.2.4. Tuule mõju</i>	7
<i>1.2.5. CO₂ mõju</i>	7
<i>1.2.6. Mullaniiskuse mõju</i>	8
1.3. Hübriidhaava ja haabade roll Põhja-Euroopa sh Eesti metsanduses	8
1.4. FAHM katse seni avaldatud tulemused	10
1.5. Hüpoteesid ja eesmärgid	10
2. MATERJAL JA METOODIKA	12
2.1. FAHM katseala	12
2.2. Varisekorjed	14
2.3. Poolsfäärifotod	14
2.4. Andmetöötlus	16
<i>2.4.1. Varise analüüs</i>	16
<i>2.4.2. Kalasilmafotode analüüs</i>	16
2.5. Statistiline analüüs	18
<i>2.5.1. Variseandmete statistiline analüüs</i>	18
<i>2.5.2. Pilditöötluse statistiline analüüs</i>	19
3. TULEMUSED	20
3.1. Lehepinna dünaamika hinnang varise järgi	20
3.2. Lehepinna dünaamika hinnang poolsfäärpiltide alusel	23
4. ARUTELU	29
KOKKUVÕTE	32
SUMMARY	33
TÄNUAVALDUSED	35
KASUTATUD MATERJALID	36

1. TEOREETILINE SISSEJUHATUS

1.1. Kliimamuutus

Maa atmosfääri paiskub üha enam kasvuhoonegaase, nagu süsinikdioksiid ja metaan, mille tulemusel toimub ülemaailmne kliimasoojenemine (IPCC, 2007). Aastaks 2100 prognoositakse Baltimaades temperatuuri tõusu 2,3-4,5 °C (Kont jt., 2003). Lisaks temperatuuri tõusule kaasnevad kliimasoojenemisega veeauru ja sademete hulga muutused atmosfääris, kuid nende muutuste ulatus saab piirkonniti erinev olema (IPCC, 2007; EEA, 2012). Viimati nimetatud järeldus on tehtud kliimamudelite (Allen, Ingram, 2002; Soden jt., 2005; Wentz jt., 2007) ja varasemate kliimasoojenemise perioodide uurimise alusel (Pagani jt., 2006).

Tõenäoliselt suurenevad põhjapoolsetel laiuskraadidel veeauru sisaldus atmosfääris ja sademete hulk oluliselt (Kont jt., 2003; EEA, 2012). Põhjapoolkera parastõõrme ja lehtmetsa piirkondades ennustatakse sademete hulga suurenemist 5-30%. Arvestades ka talvekuid, võib sademete hulk kokkuvõttes suurenedagi kuni 40% (Kont jt., 2003; Trnka jt., 2011). Suurenenud sademete kogused tähendavad peamiselt tihedamat pilvkatet ja vihmaste päevade sagenemist, millest tulenevalt esineb rohkem perioode, mil suhteline õhuniiskuse tase on kõrge. Globaalse soojenemisega kaasneb õhu veemahutavuse paranemine, mistõttu suureneb veeauru sisaldus atmosfääris (Kupper jt., 2011).

Õhus on umbes 2% veeauru (Hansen jt., 2013). Veeaur on üks olulisemaid kasvuhooneefekti põhjustavaid gaase (Soden jt., 2005; Held, Soden, 2000; Dessler, jt. 2008), sest see neelab endasse infrapunast kiirgust suurendades seeläbi õhutemperatuuri. Kõrgema temperatuuri tõttu suureneb aga aurustumine ja atmosfääri veeaurusisaldus, mis omakorda suurendab kasvuhooneefekti (Wentz jt., 2007). Kirjeldatud protsessi nimetatakse veeauru positiivseks tagasisideks, millel on tõenäoliselt oluline roll kliima soojenemisel (Held, Soden, 2000; Dessler, Sherwood, 2009).

1.2. Keskkonnategurite mõju lehepinna suurusele ja lehtede omadustele

Lehestik omab keskset rolli taimede funktsioneerimises, sest tagab taime varustamise päikeseenergiaga ning süsihappegaasi sidumise orgaanilistesse ühenditesse (Tyree, Zimmermann, 2002; Brodribb, 2009). Nii valguse neelamisel kui CO₂ sidumisel koosluses on olulised nii lehestiku summaarne pindala kui ka lehtede omadused. Lehestiku pindala on enamasti seda suurem mida suurem on taim ning sõltub keskkonnatingimustest (Grote, Pretzsch, 2002). Suurte puude puhul on lehestiku pinna määramine komplitseeritud ülesanne ning selleks kasutatakse erinevaid, ka küllalt keerulisi ja kaudseid, meetodeid (Chianucci, Cuttini, 2013).

Looduslikes tingimustes erinevad lehtede struktuur ja seda mõjutavad tegurid puu võra piires märgatavalt (Frak jt., 2002). Mitmed mikrokliimaatilised parameetrid, näiteks veeauru rõhu defitsiit ja valguse kvaliteet ning füsioloogilised parameetrid, nagu vee aurumine lehtedest välisõhku ja süsiniku sidumine lehtede poolt, muutuvad võra piires koos valguse intensiivsuse ja teiste meteoroloogiliste parameetritega (Combes jt., 2000). Erinevad keskkonnatingimused võivad morfoloogiliste, anatoomiliste, keemiliste ja füsioloogiliste karakteristikute koosmõjul põhjustada muutusi nii lehe, kui terve taime tasandil, põhjustades muutuseid võrse ülesehituses ja biomassi jaotuses taime osade vahel (Givnish, 1988; Muraoka jt., 1997; Niinemets, 1997; Valladares, Pearcy, 1998; Mendes jt., 2001).

1.2.1. Valguse mõju

Enamasti moodustavad taimed suurema valguse intensiivsuse juures ka rohkem lehepinna. Siiski on moodustunud lehepinna suurus sõltuvuses mullaviljakusest ja teistest teguritest, eriti lämmastiku kättesaadavusest (Kull, Jarvis, 1995; Kull, Kruijt, 1998). Lisaks muutuvad sõltuvalt valgusest lehtede omadused. Vähese valguse tingimustes kasvavad lehed on tavaliselt suurema eripinnaga (pindala ja massi suhtega) ning võimelised seega paremini valgust omastama (Percy, Sims, 1994; Niinemets jt., 1998). Soodsamates valgustingimustes kasvavad lehed on oma läbimõõdult paksemad,

suurema kuivmassiga ja pindtihedusega (massi ja pindala suhtega), efektiivsema kiirguse kasutusvõimega ja seetõttu lehepinnaühiku kohta kõrgema fotosünteesivõimega kui halvemates valgustingimustes kasvavad lehed (Wayne, Bazzaz, 1993; Niinemets, Tenhunen, 1997; Geňard jt., 2000; Frak jt., 2002).

Erineva valguskiirgusega mikrokeskkond põhjustab lehes ka keemilisi muutusi (Mendes jt., 2001). Vähese valgustatusega lehtedes on klorofüllü kontsentratsioonid kuivmassi kohta suuremad kui parema valgustatusega lehtedes. Seega on halvemates valgustingimustes lehtedel tarvis valguskiirguse muundamiseks omastada suurem kogus lämmastikku (Naidu, DeLucia, 1998). Paremates valgustingimustes tõuseb mesofüllijuhtivus, fotosünteesi intensiivsus ja mittestrukturaalsete süsivesikute hulk (Johnson jt., 1997; Niinemets, 1997). Teisalt, kui liigne valguskiirguse intensiivsus limiteerib kasvu, võib taim kasutada omastatud süsinikku hoopis kaitsevõime parandamiseks, suurendades sekundaarset ainevahetust ja fenoolsete ühendite tootmist (Herms, Mattson, 1992).

1.2.2. Temperatuuri mõju

Lehestiku pindala sõltub temperatuurist juba seetõttu, et temperatuur mõjutab kasvukiirust ning taimed on erineval temperatuuril kasvades erineva suurusega (Saxe jt. 2001). Kuna erinevate liikide jaoks esineb mingi optimaalne temperatuur, mille juures nad maksimaalse kiirusega kasvavad, võib suureneva temperatuuri mõju olla kas positiivne (kui taim kasvab optimaalsest väiksemal temperatuuril) või negatiivne (kui taim kasvab optimaalsel või optimaalsest suuremal temperatuuril). Erinevatel puuliikidel ongi lehepind kasvutemperatuuri muutustele erinevalt reageerinud (Way, Oren, 2010, Fisichelli, 2012).

Samuti sõltuvad lehtede suurus ning muud omadused temperatuurist. Keskmist lehesuurust mõjutab peamiselt veekättesaadavus, väiksemal määral õhutemperatuur (Greenwood, 1992; Wilf jt., 1998). Samuti sõltub õhutemperatuurist taimelehtede kuju (Feild jt, 2005; Traiser jt., 2005). On täheldatud näiteks, et lehesakkide suurus on negatiivses seoses keskmise õhutemperatuuriga (Royer jt., 2005).

1.2.3. Õhuniiskuse mõju

Kõrgem suhtelise õhuniiskuse tase vähendab veeauru rõhkude erinevust taimelehe sisemuse ja ümbritseva atmosfääri vahel (VPD_L – ingl. k. *leaf-to-air vapour pressure difference*). Mainitud rõhkude erinevus on aga peamiseks transpiratsiooni põhjustavaks jõuks. Transpiratsiooni intensiivsus sõltub ka lehe õhulõhede juhtivusest ja õhulõhede avatust reguleerivatest parameetritest, millest olulisim on mulla veesisaldus (Xue jt., 2004; Bovard jt., 2005; Hölscher jt., 2005). VPD_L sõltub otseselt suhtelisest õhuniiskusest, lehe temperatuurist ja õhu temperatuurist (Reinhardt, Smith, 2008; Johnson, Smith, 2008).

Üldjuhul põhjustab väiksem VPD_L paljude puuliikide puhul vähenenud lehe transpiratsiooni (Pataki jt., 1998; Meinzer, 2003; Bovard jt., 2005; Hölscher jt., 2005). Teoreetiliselt peaks õhuniiskuse suurenemisel puude biomassi produktsioon (ja seega ka lehtede pind) kasvama, sest nii leht- kui okaspuude puhul on väheneva VPD_L mõjul täheldatud õhulõhede suuremat avatust (Xue jt., 2004; Oren, Pataki, 2001; Sellin, Kupper, 2004; Sellin, Kupper, 2005). Madala VPD_L tõttu vähenenud transpiratsioon võib suurendada veepotentsiaali ja turgorit taimerakkudes, mis aitab kaasa taimerakkude arenemisele ning seega taime kasvule (Taylor, Davies, 1986; Clifton-Brown, Jones, 1999). Veeauru sisalduse suurenemine atmosfääris mõjutab mulla veesisaldust ning selle kaudu omakorda ka taimede veerežiimi (Aber, Federer, 1992). Nimetatud muutuste mõju taimedele on liigiti väga erinev (Pataki jt., 1998).

Tihti kasutatakse puulehtede (kui peamiste fotosünteesivate organite, kus puu ja atmosfääri vaheline gaasivahetus toimub), anatoomilisi ja keemilisi omadusi kirjeldamiseks puude fotosünteesivõimet ja kasvu antud keskkonnas. Lehe karakteristikutes toimuvate muutuste tulemused kõrge suhtelise õhuniiskusega keskkondades on vastukäivad, näidates nii lehtede pindala suurenemist (Gilseröd, Mortensen, 1990; Leuschner, 2002; Lenzion, Leuschner, 2008) kui vähenemist (del Amor, Marcelis, 2005). Mõned uurimused on näidanud, et puud reageerivad VPD_L muutustele suurenenud veekasutuse efektiivsusega (WUE – ingl. k. *water use efficiency*) (Liu jt., 2006). WUE näitab süsiniku assimilatsiooni - organismis toimuvate sünteesiprotsesside kogumi - või biomassi juurdekasvu ja veekao suhet (Bacon, 2004).

Muutunud WUE ja transpiratsiooni tulemusel on täheldatud ka erinevusi biomassi jaotuses, so. kuivaine paigutumises lehtede asemel tüvesse (DeLucia jt., 2000).

1.2.4. Tuule mõju

Tuule mõjul jaotub ümber soojuse ja veeauru, CO₂ ning teiste atmosfääris sisalduvate ainete paiknemine. Tuule kiiruse suurenemine suurendab CO₂- ja veevahetust lehe tasandil ja puuvõra tasandil, mõjutades lehe või puuvõra piirkihi takistust. Lehe piirkiht on õhuke seisev õhukiht lehe vahetus läheduses. Mida õhem see on, seda väiksem on takistus vee ja CO₂ molekulide liikumisele. Tuule mõjul lehe piirkihi takistus väheneb, sest väheneb piirkihi paksus (Schäfer, Vanderklein, 2011).

Puuvõra piirkiht on määratletud puukrooni kuju, tiheduse ja õhulevikuga, mille koosmõjul moodustub puuvõra karedus. Mida karedam on puuvõra, seda suurema tuulekeerise see tekitab. Selle toimel aktiveerub CO₂- ja veevahetus ka puuvõra tasemel (Schäfer, Vanderklein, 2011).

1.2.5. CO₂ mõju

CO₂ kontsentratsioon atmosfäärist on tööstusrevolutsiooni järgselt suurenenud ca 40% (IPCC, 2013). CO₂ on kasvuhoonegaas, mille kontsentratsiooni suurenemine suurendab CO₂ sidumist taimedes ning seetõttu ka taimede kasvukiirust. Suurem kasvukiirus tagab suurema lehepinna, kuid CO₂ positiivne mõju fotosünteesile, kasvukiirusele ja lehepinna suurusele on liigiti erinev (Noormets jt 2001; Calfapietra jt., 2003; Norby, Luo, 2004; King jt., 2005; Riikonen jt., 2008).

Lisaks võivad tekkida muutused taimede fenoloogias ja aastastes kasvutsüklites, ning CO₂ võib mõjutada ka võrsete paiknemist ja puitumist sügisel (Williams, 1990; Jach jt., 2001; Welti jt., 2002). Katsed suurendatud CO₂ ja O₃ tingimustes näitavad CO₂ mõjul lehepinna suuremat kasvu, mis tõenäoliselt on tingitud CO₂ efektiivsemast kasutamisest fotosünteesiks (Riikonen jt., 2008).

1.2.6. Mullaniiskuse mõju

Mulla veesisaldus mõjutab oluliselt taimes toimuvaid protsesse. Veepuudus või -üleküllus pinnases võib kasvu ja lehepinna suurust mõjutada fotosünteesi, toitainete kättesaadavuse aga ka mulla mikrobioloogilise aktiivsuse mõjutamise kaudu (Aber, Federer, 1992, Lu, Cheng, 2009).

1.3. Hübriidhaava ja haabade roll Põhja-Euroopa sh Eesti metsanduses

Põhja- ja Baltimaades on traditsiooniliselt metsade majandamisel kasutusel pikk, 50-120 aastane raiering ning kiirekasvuliste, vähem kui 30-aastase raieringiga majandatavate metsade rajamine on uueks metsakasvatuseks meetodiks. Kuna nõudlus puidu järele suureneb pidevalt (FAOSTAT, 2010), võimaldab lühikese raieringiga majandatavate puuistandike kasvatamine piirata puidu varumist looduslikest metsadest (Tullus jt, 2012b). Poliitiliste, majanduslike ja sotsiaalsete muutuste tõttu on antud piirkonnas viimastel aastakümnetel põllumajanduslik maakasutus vähenenud (Matilda, 2010; Peterson, Aunap, 1998; Statistics Sweden, 2010). Selliste põllumaaade alternatiivseks kasutusvõimaluseks on kiirekasvuliste lehtpuuistandike rajamine (Tullus jt, 2012b). Lisaks eelnevale on Euroopa Liidu riigid kokku leppinud aastaks 2020 energiatootmises taastuvate loodusvarade kasutamise osatähtsuse suurendamise 20 %-ni (DIRECTIVE 2009/28/EC). Seda eesmärki aitab saavutada lühikese raieringiga majandatavatest lehtpuuistandikest saadava biomassi kasutamine toorainena energiatootmiseks (Tullus, 2010).

Üheks kiiremakasvuliseks lehtpuuks Põhja- ja Baltimaades on osutunud hübriidhaab (*Populus x wettsteinii* Hämet-Ahti = *P. tremula* L. x *P. tremuloides* Michx.). Hübriidhaab on hariliku haava (*P. tremula* L.) ja ameerika haava (*Populus tremuloides* Michx.) ristan (Tullus, Vares, 2001). Haabade hübriidiseerimist ehk ristamist kasutatakse haabade selektsioonis selleks, et paraneks puude kasvukiirus, puidu omadused ning vastupanuvõime haiguste ja kahjurite vastu (Vares jt, 2003; Tullus jt, 2012b). Hübriidhaab ületab kasvukiiruselt ja biomassiproduktiooni poolest oma

lähteliike. Selle põhjustena tuuakse välja heteroosi efekti, asjaolu, et selektsiooni käigus valitakse välja haigustele vastupidavamad kloonid, ning geograafilist siirdeefekti (üks või mõlemad lähtevanemad on pärit lõuna poolt), mille tõttu on hübriidhaava kasvuperiood meie regioonis sügiseti pikem kui harilikul haaval, mistõttu on aastane biomassi kasv suurem (Vares jt., 2003; Rytter jt., 2011; Tullus jt., 2012b).

Haava puit on tselluloosirikas ja hea energeetilise väärtusega. Seda kasutatakse näiteks paberi, tuletikkude, siseviimistlusmaterjalide, spooni ja puitlaastplaatide valmistamisel ning küttepuiduks. Haavapuit on valge, hea töödeldavusega, väheste pindudega, painduv, suhteliselt kulumiskindel ning soodsa hinnaga. Paberipuuna on haava eeliseks teiste puude ees, et see pleegitub kergesti, mistõttu tuleb selle töötlemiseks kasutada vähem keskkonnoahtlikke kemikaale. Haavapuit on kergesti immutatav ega anna põlemisel tahma. Samas on looduslike raieküpsete haabade puhul probleemiks puidu halb kvaliteet tüvemädaniku ja okslikkuse tõttu. Hübriidhaavapuit on oma omadustelt sarnane tema lähteliikide puiduga, kuid kuna hübriidhaab kasvab kiiremini saavutab ta raieküpse varem ja tüvemädanikukahjustus ei ole nii ulatuslik (Vares jt., 2003).

Hübriidhaavad sobivad endiste põllumajandusmaade ja kaevandusalade metsastamiseks (Vares jt., 2003; Tullus jt. 2008; Tullus, 2010). Kõige enam on nimetatud puuliiki kasvatatud ja uuritud Soomes ja Rootsis, põllu- ja metsamaadel (Tullus jt., 2012b). Viimastel aastakümnetel on Põhja-Euroopa aladele rajatud üle 4500 ha hübriidhaavaistandusi (Tullus jt., 2012b).

Eesti tingimustes kasvavad hübriidhaavad hästi endistel põllumuldadel, millele vastab jänesekapsa, jänesekapsa-mustika või naadi metsakasvukohatüüp (Tullus, 2010). Neile sobivad kerged ja parasniisked mullad. Sobivateks mullatüüpideks on leostunud, leetjas, näivleetunud või leetunud muld, mis võivad olla ka gleistumistunnustega või gleistunud (Tullus, 2010).

1.4. FAHM katse seni avaldatud tulemused

FAHM esimese katseperioodi (2008-2012) jooksul kogutud andmete analüüsimisel on saadud mitmesuguseid huvitavaid tulemusi, millest osad on olnud ootuspärased ja osad mitte. Suhteliselt väikene õhuniiskuse muutus (keskmiselt 7% suurem kui ümbritsevas õhus) põhjustab olulisi muutusi lehtpuude kasvus ja funktsioneerimises. Puude reaktsioon õhuniiskusele sõltub nii puuliigist kui ka teistest ilmatingimustest antud kasvuperioodil. Ootuspäraselt vähendab suurendatud õhuniiskus läbi puude kulgevat transpiratsioonivoolu (Kupper jt., 2011; Tullus jt., 2012a) ja sellest tingituna mõjutab ka mulla veesisaldust (Hansen jt., 2013). Samas vastupidiselt ootustele jäi nii hübriidhaabade (Tullus jt., 2012a) kui ka arukaskede (Sellin jt., 2013) maapealne kasv esimeste katseaastate järel niiskes õhus aeglasemaks. Niiskes õhus kasvanud puude lehed olid väiksemad ja sisaldasid vähem lämmastikku (Tullus jt., 2012a; Sellin jt., 2013). Võimalikuks osaliseks seletuseks puude raskendatud lämmastiku omastamisele niiskes õhus on vähenenud transpiratsioonist tingitud NO_3^- massivoolu vähenemine mullas, mis on oluline iseäranis lämmastiku omastamisel. Teistest aastatest põuasemal 2011. aastal saadi aga nii puude kasvu kui ka funktsioneerimise osas vastupidiseid tulemusi, mil vastavad näitajad ei erinenud või olid paremad just niiskes õhus (Niglas jt., 2014). Seejuures kogu vaatlusperioodi tulemuste põhjal võib öelda, et seemnetekkelised arukased kohanesid suurendatud õhuniiskusega mõnevõrra paremini kui hübriidhaavad, mis kuulusid ühte klooni (Rosenväld jt., 2014). Kaselehtede intensiivne varisemine algas niiskes õhus kõigil katseaastatel 1-3 nädalat hiljem kui kontrollaladel (Godbold jt., 2014). Niiskes õhus kasvanud kaskede imijuured olid pikemad ja õhemad, viidates suuremale absorbeerivale juurepinnale (Parts jt., 2013).

1.5. Hüpoteesid ja eesmärgid

Käesolevas magistritöös kontrollitakse hüpoteesi, mille kohaselt kiireneb puude lehepinna kasv suurendatud õhuniiskuse tingimustes ning seetõttu muutub ka sesoonne lehepinna dünaamika. Magistritöö eesmärgiks on ühe kasvuperioodi jooksul võrrelda suurendatud ning tavapärastes õhuniiskuse tingimustes kasvavate hübriidhaabade

lehepinna arengut võrade all toimuvate valgustingimuste muutuse ning lehtede varisemist iseloomustavate andmete abil.

2. MATERJAL JA METOODIKA

2.1. FAHM katseala

Metsaökosüsteemi õhuniiskusega manipuleerimise eksperiment (FAHM – *Free Air Humidity Manipulation*) loodi selleks, et uurida muutusi lehtpuude kasvus ja puuvõrade talitluses ning lehtmetsa ökosüsteemide funktsioneerimises suurenenud õhuniiskuse tingimustes (Kupper jt., 2011). FAHM katseala asub Tartumaal Meeksi vallas Rõka külas SA Järvelja Õppe- ja Katsemetskonna maadel. Katseala rajamisega alustati 2005. aasta sügisel, mil söötis põllumaal teostati umbrohutõrje ja viidi läbi sügiskünd. Järgmisel kevadel ja sügisel istutati ligikaudu kolme hektari suurusele tarastatud alale puhveristandusena kahe meetriste vahedega hübriidhaava istikud. Lisaks hübriidhaavale istutati katsealale arukaske, sangleppa, harilikku haaba, triploidset haaba ja vähemal määral teisi puuliike (Katseala kirjeldus, 2009).

Katsealale rajati üheksa väiksemat eksperimentiala ehk “katseringi”, kus alates 2008. aastast toimub metsaökosüsteemi õhuniiskusega manipuleerimise eksperiment. Igasse katseringi istutati 196 puud, millest pooled olid hübriidhaavad ja pooled arukased. Puude vahekaugus eksperimenti alal oli üks meeter. Igas katseringis kasvab lihtsat ja keerulist tüüpi alustaimestikku. Lihtne alustaimestik koosneb peamiselt timutist ja teistest kõrrelistest, keeruline alustaimestik sisaldab mätastena istutatud metsataimi (Katseala kirjeldus, 2009). Arukaskede esimene katseperiood lõppes pärast 2011. aasta kasvuperioodi, 2012. a kevadel istutati uus kaskede katsepõlvkond; hübriidhaabade esimene katseperiood lõppes peale 2012. a kasvuperioodi, alates 2013. aastast jätkub katse hübriidhaabade võsutekkelise põlvkonnaga (Joonis 1) (Tullus, 2014 suuliselt).



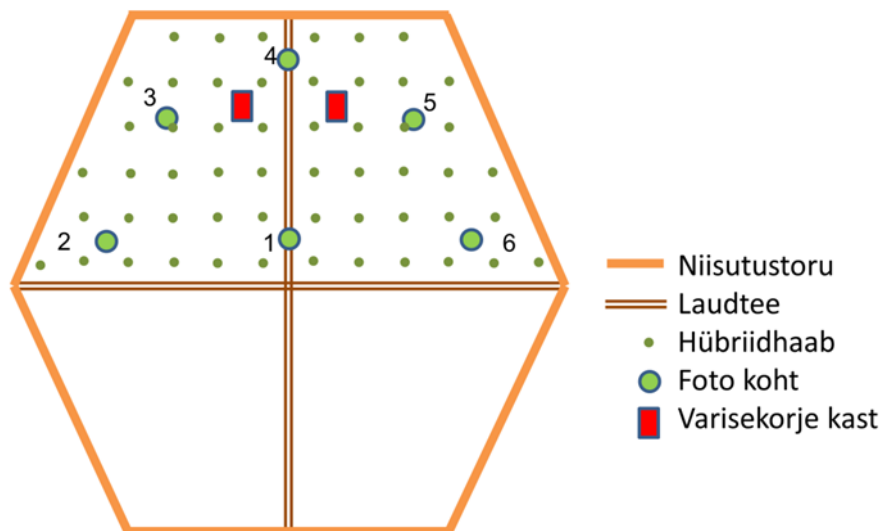
Joonis 1. Niisutusring hübriidhaabadega 2012. aasta kevadel. Fotolt on näha ühemeetrise vahedega istutatud hübriidhaavad ja niisutussüsteem. Foto autor: A. Niglas.

Magistritöö raames viidi läbi eksperiment kuues katseringis 2012. aasta kasvuperioodi jooksul. Aladel H1, H2, H4 toimus õhuniiskuse kunstlik suurendamine ümbritseva välisõhu suhtes ja C1, C2, C4 olid kontrollalad, kus õhuniiskusega ei manipuleeritud. Katseringide sees kasutati suhtelise õhuniiskuse suurendamiseks veedüüside, kõrgsurvepumba, õhujaotustorustiku ja ventilaatori süsteemi. Vesi pihustati läbi peente düüside udulaadseteks sademeteks, mis segunes puhurite abil katseringi õhuga. Niisutatud õhu liikumist (pihustite ja puhurite tööd) katseringides kontrollis spetsiaalselt loodud arvutiprogramm. Programm juhtis õhuklappide tööd vastavalt tuule suunale, kiirusele ning “välisõhu” niiskuse sisaldusele (Katseala kirjeldus, 2009).

Et iseloomustada ilmatingimusi 2012. a kasvuperioodil kasutati katsealal paikneva automaatse ilmajaama mõõtmisandmeid, mille põhjal arvutati ööpäevased ja päevased keskmised õhutemperatuurid ning sademete kogused kuude kaupa.

2.2. Varisekorjed

Varisekorjed viidi läbi 31. juulist kuni 1. novembrini 2012 kolmes kontrollringis (C1, C3, C4) ja kolmes suurendatud õhuniiskusega katseringis (H1, H3, H4). Juuli lõpus paigaldati igasse vaatluse all olevasse katseringi kaks varisekorjekasti suurusega 54cm x 38cm, kuhu kasvuperioodi lõpus langesid lehed ning aeg-ajalt oksad (Joonis 2). Kastide paigaldamisel korjati nende alla jäävalt maapinnalt sinna varem langenud varis. Kahenädalase intervalliga korjati kastides olevad lehed ja oksad kuupäeva ja varisekasti koodiga tähistatud paberkottidesse ning kuivatati. Kokku tehti vaatlusperioodi jooksul seitse korjet.

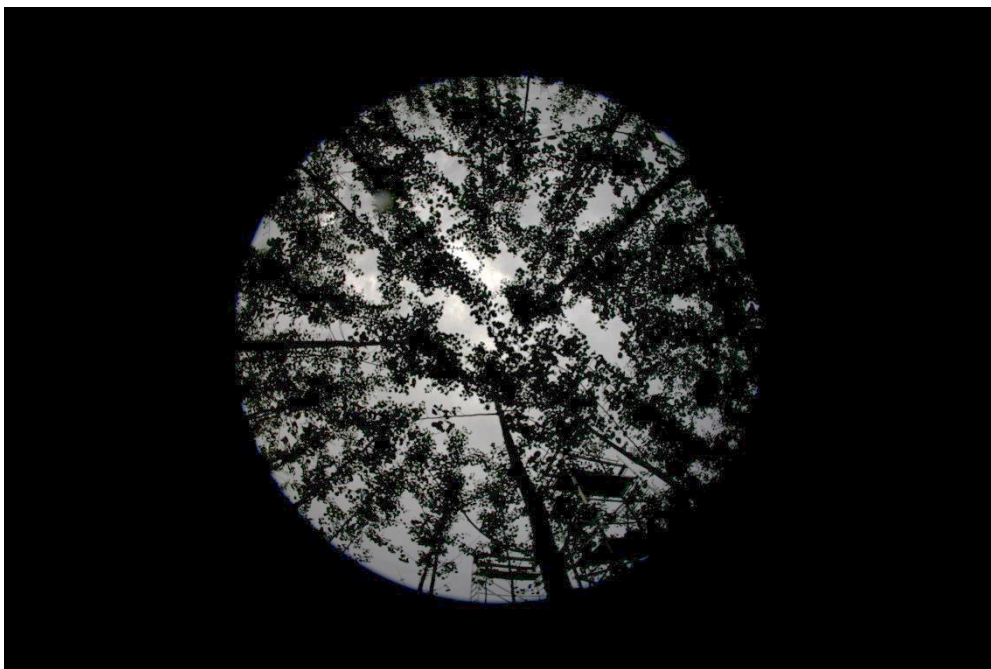


Joonis 2. Katseringi plaan. Punasega on tähistatud varisekorjekastide asukohad, nummerdatud rohelised ringid tähistavad pildistamise punkte.

2.3. Poolsfäärifotod

Kuna varisekorjetega koguti infot kasvuperioodi teise poole lehepinna dünaamika kohta, siis kogu kasvuperioodi iseloomustamiseks tehti poolsfäärifotod (ehk „kalasilmafotod“) 2012. aasta kasvuperioodi jooksul kahes katseringis: kontrollringis C1 ja suurendatud õhuniiskusega katseringis H1.

Katseringides oli tähistatud kuus punkti, mille kohal tehti kalasilmafoto (Joonis 2, Joonis 3). Fotod tehti kahenädalase intervalliga perioodil 17. mai kuni 1. november. Pildistamiskordasid oli kokku 13. Pildistamisel kasutati Canon EOS 5D digitaalset peegelkaamerat (edaspidi kaamera), mis oli ühendatud Sigma 8mm F3.5 EX DG objektiiviga.



Joonis 3. Kalasilmafoto. Kontrollringis pildistatud 14.08.2012

Kaamera paigaldati statiivile ning asetati märgistatud kohale. Objektiiv suunati 90° nurga all otse üles, nii et kaamera alumine serv jäi risti katseringi keskkoha suunaga ning kaamera asetati loodi abil maapinnaga horisontaalselt. Objektiiv asus ca 70 cm kõrgusel maapinnast. Pildistamiseeria esimene pilt tehti kaetud objektiiviga, et mõõta seadme pimevoolu. Ülejäänud punktides pimevoolupilti ei tehtud. Seejärel seadistati kaamera vastavalt valgusele ning tehti foto. Kaamera ekraanile projekteeritud graafiku alusel kontrolliti, et pilt ei oleks üle valgustatud, mis raskendab puuvõrade ja taeva täpse piiri eristamist. Seejärel märgiti foto number paberkandjal olevasse tabelisse.

2.4. Andmetöötlus

2.4.1. Varise analüüs

Igas varisekorjes olevad puulehed ja oksad kuivatati kuivatuskapis 70 °C juures konstantse kaaluni, kaaluti eraldi ning tulemused sisestati tabelarvutusprogrammi Microsoft Excel 2010 keskkonnas. Lehtede pindala arvutamiseks eemaldati lehtedel, mis korjati varisekorjekastidest 15. septembril, samal päeval rootsud ning lehelabad mõõdeti üle lint-pindalamõõtjaga. Lehed asetati ükshaaval läbipaistvale lindile, mis liikus läbi skanneeriva seadme. Pärast pindala mõõtmist lehed kuivatati ja kaaluti. Saadud tulemused märgiti paber kandjal olevasse tabelisse.

2.4.2. Kalasilmafotode analüüs

Kalasilmafotode analüüsiks kasutati uutset katsetamisjärgus olevat poolsfääripiltide töötlemise programmi HemiSpherical Project (HSP), mis rakendab poolsfääripiltide töötlemise metoodikat, mis võimaldab peaaegu täielikult vabaneda operaatori subjektiivsusest ja kaamera seadistuste mõjust (Cescatti, 2007; Lang jt, 2010). Antud pilditöötlusmetoodika kasutab tänapäevaste digikaamerate võimekust salvestada pealelangeva kiirgusega lineaarselt seotud lugemeid ehk toorpilte (*raw data*). Läbipaistvuse arvutamiseks vajalik taimkattele pealelangeva kiirguse hinnang saadakse taimkatte seest tehtud ülesvõttelt taimeelementide vahelt paistva taeva pikslite järgi (Lang, 2014).

Katseringides tehtud kalasilmafotod laaditi arvutisse ning seejärel kuupäevade kaupa HSP programmi, millest tulenevalt tekkis 13 erinevat projekti. HSP programmis sisestati kaamerat iseloomustavad andmed ning valiti edaspidiseks töötluseks vajalikud seadistused vastavalt HSP kasutusjuhendile (Lang, 2014). Igale projektile lisati sellele vastav pimevoolupilt ning käivitati piltide sisselugemine.

Igale fotole määrati päikese asukoht, taevapunktid, lageda taeva alad ja välistusmaskide

alad, mis töötlemisele ei kuulunud. Välistusmaske kasutati selleks, et piltide tulemustes ei kajastuks katseringidesse jäävate tehniliste abistruktuuride (analüüsiplatvormid, niisutustorud, mõõteseadmed) andmed. Samuti filtreeriti piltidelt välja tühjad alad, kus varem kasvasid arukased (Joonis 4).



Joonis 4. Märkistatud toorpilt. Roosaga on tähistatud maskeeritud alad, kollase punktiga päike ning katkeva joone ja punaste täppidega taevaala.

Seejärel seadistati taevamudel vastavalt pildistamise hetkel valitsenud ilmastikuoludele ning valiti soovitud mudel. Valikus oli ilmastikuoludele vastav standardne mudel, mis ei arvestanud konkreetse olukorraga, või optimeeritud mudel, mis võimaldas lisaks standardse mudeli matemaatilistele andmetele määrata ennustatava piksli jaoks kasutatava suurima taevamärkide arvu ja märkide otsinguraadiuse. Antud juhul kasutati optimeeritud mudelit, mille interpoolimise osakaaluks määrati vastavalt vajadusele 50-80%. Saadud tulemust sai hinnata mudeli loomisel kuvatava pildi alusel. Seejärel pilt eksporditi ning programmile anti käsk jagada tulemused seniidi nurkade alusel kaheks.

Toorpiltide tulemused (*raw data*) väljastati eraldi kaustas Notepad programmi failidena. Pilditöötluse väljundiks oli seniidinurkades 0°-45° ja 46°-90° taimkattete pealelangeva kiirguse läbipaistvus pildistamise hetkel. Saadud andmed sisestati Exceli tabelisse.

2.5. Statistiline analüüs

2.5.1. Variseandmete statistiline analüüs

Exceli tabelisse sisestati korjekuupäevade kaupa kontrollringide C1, C2 ja C4 ning suurendatud õhuniiskusega katseringide H1, H2 ja H4 lehevarise kuivkaalud. Andmetest ülevaate saamiseks teisendati kõigepealt igal korjel varisekasti langenud lehevarise kogused (M_{kast}) ruutmeetri kohta langenud varisekogusteks (M_{pind} , g m⁻²):

$$M_{\text{pind}} = M_{\text{kast}} \times 4,873, \quad (1)$$

kus 4,873 on konstant, mis iseloomustab ühe ruutmeetri ja varisekasti pindala suhet. Seejärel arvutati aritmeetilised keskmised varisekogused igale katseringile (kahe varisekasti andmete põhjal).

Niisutustöötluse mõju selgitamiseks võrreldi kolme C ja kolme H ringi iga varisekorje keskmisi tulemusi t-testiga, kontrollides kahepoolset hüpoteesi ning eeldades võrdseid rühmadispersioone. Varisekoguseid väljendati kolmel eri viisil, et võrrelda: 1) igas varisekorjes antud kuupäeval saadud varisekoguseid, 2) kumulatiivset varisekogust igal korjel (antud korje pluss eelnevalt langenud varis), 3) varisemata lehtede osakaalu (iga korje kohta arvutati mitu % varisest on veel maha langemata).

Lehepinnaindeksi (LAI m² m⁻²) muutuse iseloomustamiseks jagati varise kuivkaalud läbi pindtihedusega (PT g m⁻²). PT arvutati 15. sept varisekorje kuivkaalu ja varisenud lehtede pindala suhtena. Kontrollringide keskmine PT oli 69,2 g m⁻² ja niisutusringides 71,3 g m⁻². Variseandmete ajalise dünaamika iseloomustamiseks koostati joonised kontroll- ja niisutusringide keskmiste andmete muutumisest koos standardviga näitavate

vearibadega.

2.5.2. Pilditöötuse tulemuste statistiline analüüs

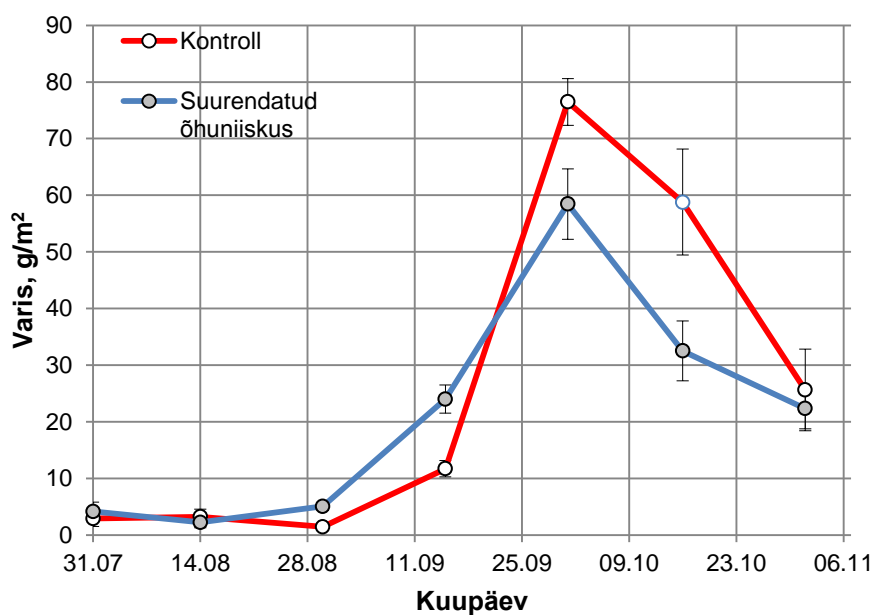
Pilditöötuse tulemustest ülevaate saamiseks arvutati kontrollringi C1 ja suurendatud õhuniiskusega katseringi H1 kuue pildistamispunkti katvused HSP programmi poolt väljastatud läbipaistvuse hinnangute põhjal (katvus = 1–läbipaistvus) seniidinurkades 0°-45° ja 46°-90°. Iga kuupäeva aritmeetilisi keskmisi katvuseid võrreldi t-testiga, kontrollides kahepoolset hüpoteesi ja eeldades võrdseid rühmadispersioone. Kõigi kuupäevade keskmisi katvusi võrreldi kontroll- ja niisutusringi vahel paarikaupa t-testiga. Töötuse mõju loeti oluliseks, kui $p < 0,05$.

Varisekorjed ja poolsfäärifotod tegi magistritöö autor, lehtede pindala mõõtmisel oli abiks Tartu Ülikooli Ökoloogia- ja Maateaduste instituudi tehnik Maarja Kukk. Varise kaalumise ja andmete sisestamise teostas magistritöö juhendaja, Tartu Ülikooli Ökoloogia- ja Maateaduste instituudi botaanika osakonna teadur Arvo Tullus. Poolsfääripiltide töötlemise programmi andis kasutamiseks ning vastava juhendamise viis läbi Eesti Maaülikooli Metsandus- ja Maaeitusinstituudi metsakorralduse osakonna vanemteadur Mait Lang. Ilmaandmed pärinevad Tartu Ülikooli Ökoloogia- ja Maateaduste instituudi botaanika osakonna teadurilt Jaak Sõber'ilt

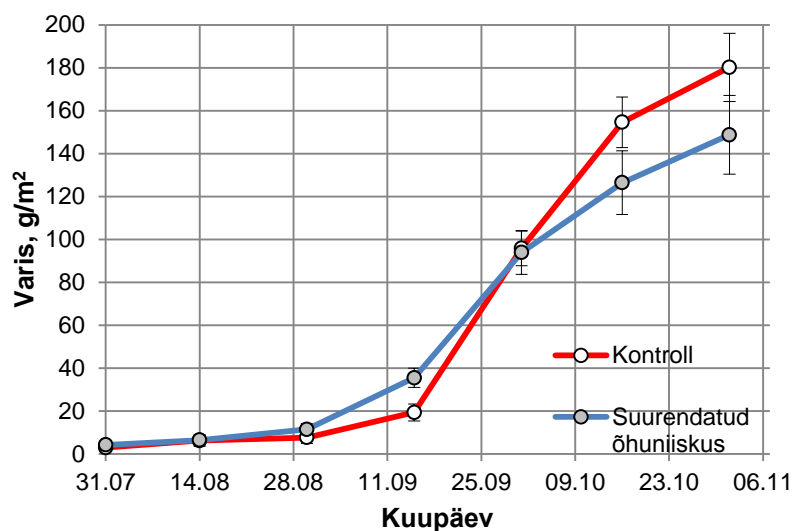
3. TULEMUSED

3.1. Lehepinna dünaamika hinnang varise järgi

Lehed varisesid kontroll- ja suurendatud õhuniiskusega ringides sarnaselt kuni augusti keskpaigani, seejärel suurendatud õhuniiskusega katseringides varise langemine hoogustus, ületades kontrollringidest korjatud varisekoguse. Kontrollringides intensiivistus varise langemine niisutusringidest kaks nädalat hiljem, suurem osa kontrollringidest kogutud varisest langes septembri teises pooles. Oktoobri alguseks olid nii kontroll- kui suurendatud õhuniiskusega katseringides hübriidhaabadelt enamik lehtedest langenud, ülejäänud lehed langesid oktoobrikuu jooksul (Joonis 5, Joonis 6, Tabel 1).

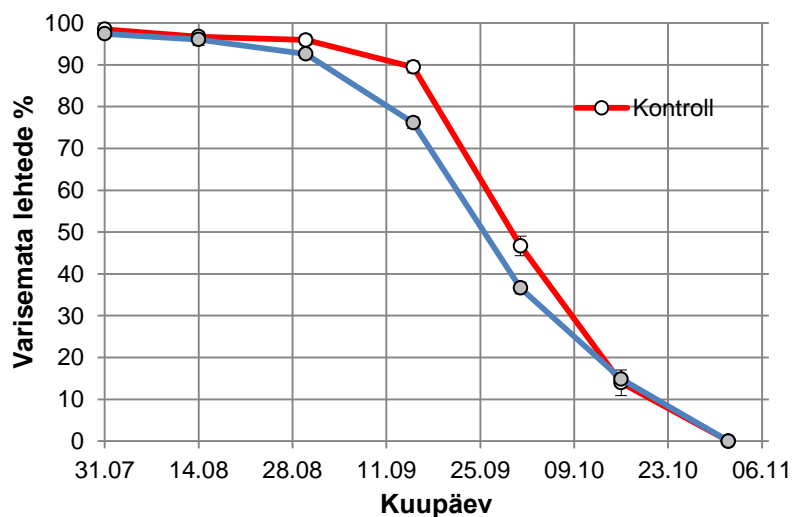


Joonis 5. Niisutus- ($n = 3$) ja kontrollringide ($n = 3$) keskmiste varisekoguste võrdlus varisekorjete (tähistatud ringidega) kaupa koos standardviga iseloomustavate vearibadega.



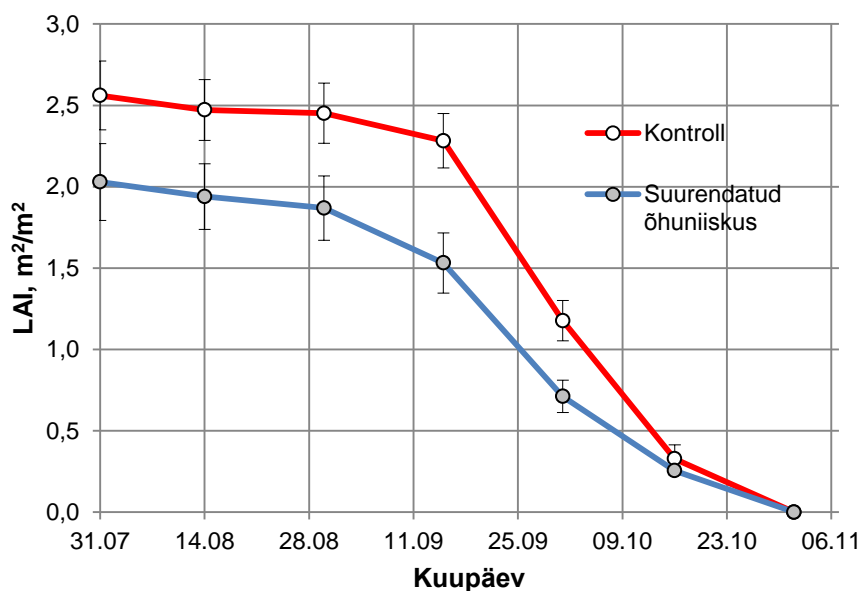
Joonis 6. Niisutus- ($n = 3$) ja kontrollringide ($n = 3$) keskmiste kumulatiivsete varisekoguste võrdlus varisekorjete (tähistatud ringidega) kaupa koos standardviga iseloomustavate vearibadega.

Kontrollringides püsisid lehed puude küljes kauem kui suurendatud õhuniiskusega katseringides, varise langemine intensiivistus suurendatud õhuniiskusega katseringides septembri alguses, kontrollringides kaks nädalat hiljem (Joonis 7). Oktoobri keskel oli nii kontrollringides kui niisutusringides varisemata veel 15% lehtedest.



Joonis 7. Lehtede varisemise suhteline dünaamika (varisemata lehtede osakaalu muutumine) niisutus- ($n = 3$) ja kontrollringides ($n = 3$) varisekorjete (tähistatud ringidega) kaupa koos standardviga iseloomustavate vearibadega.

Kogu kasvuperioodi teise poole jooksul ületas kontrollringide keskmine LAI suurendatud õhuniiskusega katseringide LAI-d, kuid ringidevahelise suure varieeruvuse tõttu oli erinevus statistiliselt usaldatav ainult septembris, juuli teises pooles oli erinevuse peaaegu usaldatav (Joonis 8, Tabel 1).



Joonis 8. Varise pindtiheduse kaudu arvatud keskmise lehepinnaaindeksi (LAI) muutumine niisutus- ($n = 3$) ja kontrollringides ($n = 3$) varisekorjete (tähistatud ringidega) kaupa koos standardviga iseloomustavate vearibadega.

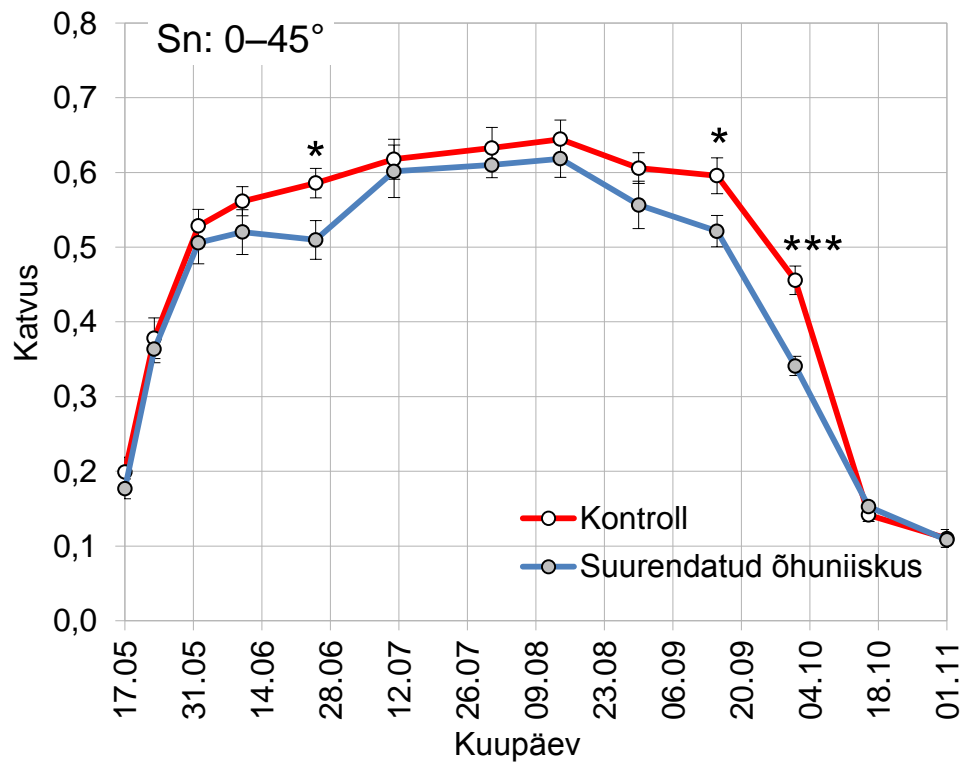
Tabel 1. Kontrollringide (n = 3) ja niisutusringide (n = 3) keskmiste lehevarise karakteristikute võrdlus t-testiga varisekorjete kaupa

Tunnus	Varisekorje kuupäev	Kontrollringid		Niisutusringid		t-statistik	p
		Keskmine	St. viga	Keskmine	St. viga		
Varise kuivkaal antud korjel, g	31.07	2,9	1,39	4,1	1,68	-0,56	0,605
	14.08	3,2	1,35	2,2	0,92	0,61	0,572
	30.08	1,4	0,07	5,1	0,70	-5,17	0,007
	15.09	11,7	1,43	24,0	2,46	-4,32	0,012
	1.10	76,5	4,13	58,5	6,23	2,42	0,073
	16.10	58,8	9,35	32,5	5,29	2,45	0,071
	1.11	25,6	7,20	22,3	3,59	0,41	0,704
Kumulatiivne varise kuivkaal, g	31.07	2,9	1,39	4,1	1,68	-0,56	0,605
	14.08	6,1	2,62	6,4	2,55	-0,06	0,954
	30.08	7,6	2,68	11,4	2,77	-1,00	0,374
	15.09	19,3	4,02	35,4	4,48	-2,68	0,055
	1.10	95,8	8,12	93,9	10,27	0,14	0,892
	16.10	154,6	11,83	126,4	14,87	1,48	0,212
	1.11	180,2	15,91	148,7	18,37	1,29	0,265
Varisemata lehtede osakaal, %	31.07	98,5	0,60	97,4	0,96	0,93	0,407
	14.08	96,7	1,16	96,0	1,42	0,36	0,734
	30.08	95,9	1,15	92,6	1,03	2,17	0,096
	15.09	89,5	1,41	76,1	1,35	6,80	0,002
	1.10	46,7	2,33	36,6	1,37	3,72	0,021
	16.10	14,0	3,05	14,9	0,81	-0,28	0,792
	1.11	0,0		0,0			
Lehepinna-indeks, m ² m ⁻²	31.07	2,6	0,21	2,0	0,24	1,68	0,169
	14.08	2,5	0,19	1,9	0,20	1,94	0,125
	30.08	2,5	0,19	1,9	0,20	2,15	0,098
	15.09	2,3	0,17	1,5	0,19	3,01	0,040
	1.10	1,2	0,12	0,7	0,10	2,94	0,042
	16.10	0,3	0,09	0,3	0,03	0,81	0,464
	1.11	0,0		0,0			

3.2. Lehepinna dünaamika hinnang poolsfäärpiltide alusel

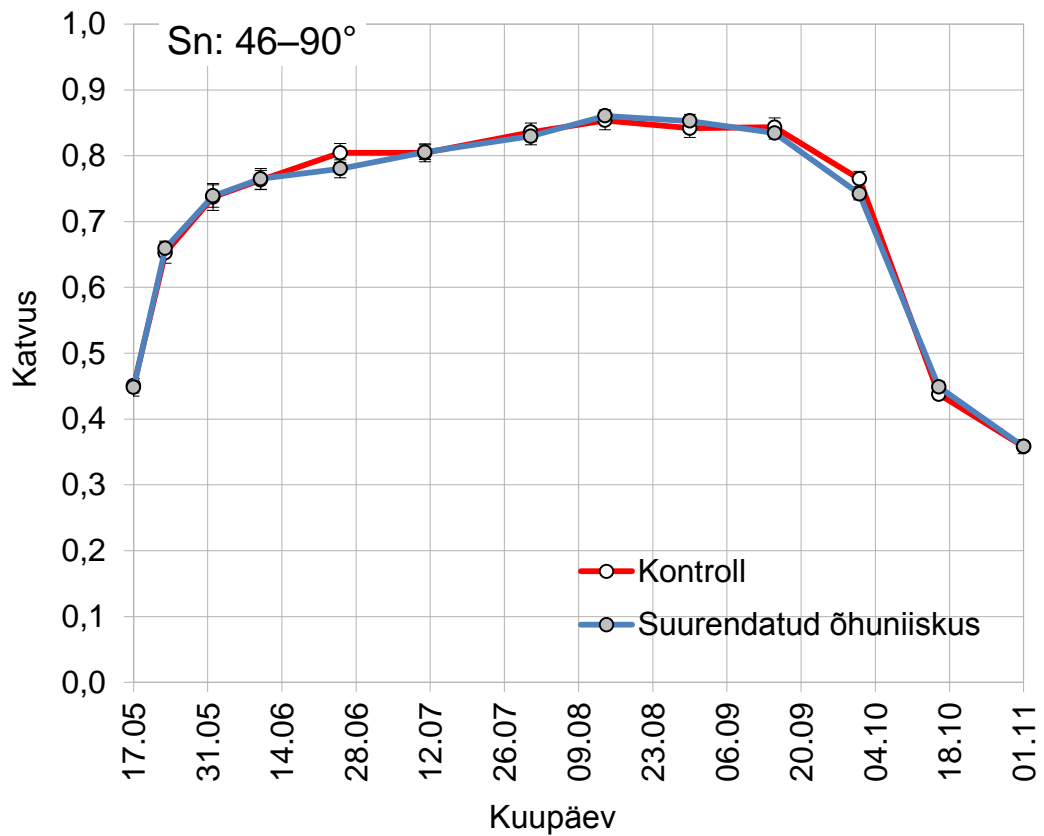
Poolsfäärpiltide analüüsist nähtub, et seniidinurkades 0-45° suurenes kontroll- ja suurendatud õhuniiskusega katseringis puurinde katvus kuni mai lõpuni sarnaselt (Joonis 9, Tabel 2). Seejärel suurendatud õhuniiskusega katseringis lehtede kasv peatus ning jätkus uuesti juuni teises pooles kuni augusti keskpaigani. Kontrollringis suurenes puurinde katvus ühtlaselt kuni augusti keskpaigani. Seejärel hakkas mõlemas

katseringis puurinde katvus vähenema, vähenemine intensiivistus septembri keskpaigas. Suurendatud õhuniiskusega katseringis oli puurinde katvus seniidinurkades 0-45° terve vaatluse perioodi vältel väiksem kui kontrollringis (Joonis 9).



Joonis 9. Puurinde katvuse dünaamika kontroll- ja suurendatud õhuniiskusega katseringil, poolsfääri ülemise poole (seniitnurk 0-45°) läbipaistvuse põhjal. Vearibad näitavad kuuest positsioonist tehtud hinnangute keskmise standardviga, tärnid näitavad keskmiste erinevuse olulisust antud pildistamiskorral t-testi põhjal ($p < 0,05^*$; $p < 0,001^{***}$). Keskmised katvused olid kogu vaatlusperioodi vältel usaldatavalt suuremad kontrollringidel (paarikaupa t-test: $p = 0,003$).

Kogu vaatlusperioodi jooksul toimusid seniidinurkades 45-90° puurinde katvuse muutused suurendatud õhuniiskusega katseringis sarnaselt kontrollringile, katvus saavutas maksimumi augusti keskpaigas ning vähenes kõige intensiivsemalt oktoobri algusest kuu keskpaigani (Joonis 10). Statistiliselt usaldatavat erinevust kontroll- ja niisutusringi vahel ei esinenud ühelgi pildistamiskorral (Tabel 2).

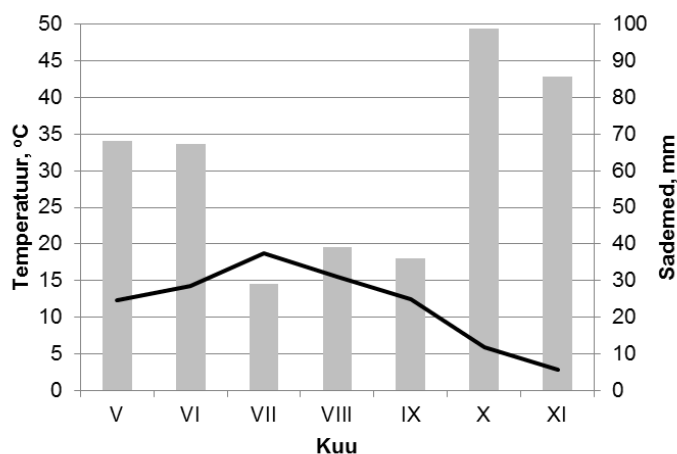


Joonis 10. Puurinde katvuse dünaamika kontroll- ja suurendatud õhuniiskusega katseringil, poolsfääri alumise poole (seniitnurk 46-90°) läbipaistvuse põhjal. Vearibad näitavad kuuest positsioonist tehtud hinnangute keskmise standardviga. Poolsfääri alumise poole keskmised katvused ei erinenud kogu vaatlusperioodi vältel usaldatavalt (paarikaupa t-test: $p=0,566$).

Tabel 2. Puurinde keskmise katvuse võrdlus t-testiga, igal pildistamiskorral on võrreldud kuue niisutusringil tehtud foto ja kuue kontrollringil tehtud foto analüüsitulemusi.

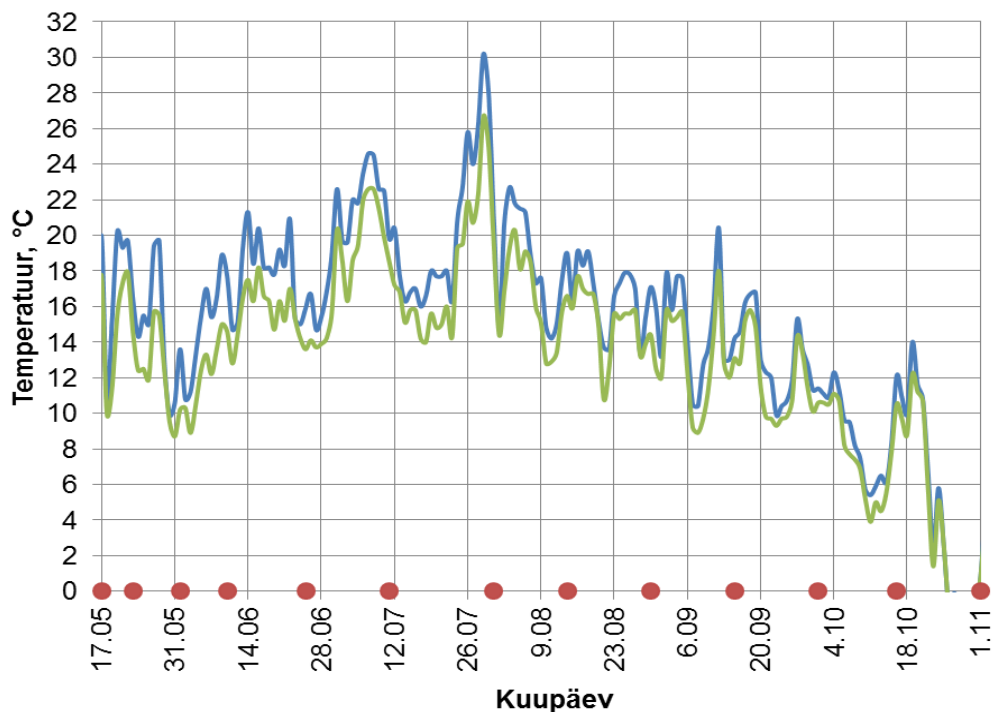
Seniit-nurk	Pildistamise kuupäev	Kontrollring		Niisutusring		t-statistik	p
		Keskmine	St. viga	Keskmine	St. viga		
0–45°	17.05	0,20	0,020	0,18	0,013	0,953	0,363
	23.05	0,38	0,027	0,36	0,018	0,444	0,667
	01.06	0,53	0,022	0,51	0,028	0,626	0,545
	10.06	0,56	0,019	0,52	0,030	1,150	0,277
	25.06	0,59	0,020	0,51	0,026	2,347	0,041
	11.07	0,62	0,027	0,60	0,035	0,367	0,721
	31.07	0,63	0,027	0,61	0,017	0,710	0,494
	14.08	0,64	0,026	0,62	0,025	0,723	0,486
	30.08	0,61	0,021	0,56	0,032	1,303	0,222
	15.09	0,60	0,024	0,52	0,021	2,335	0,042
	01.10	0,46	0,019	0,34	0,013	4,785	0,001
	16.10	0,14	0,009	0,15	0,006	-1,064	0,312
	01.11	0,11	0,012	0,11	0,003	0,160	0,876
46–90°	17.05	0,45	0,011	0,45	0,013	0,135	0,895
	23.05	0,65	0,016	0,66	0,011	-0,347	0,736
	01.06	0,74	0,021	0,74	0,017	-0,060	0,953
	10.06	0,76	0,015	0,76	0,016	-0,079	0,938
	25.06	0,80	0,015	0,78	0,014	1,199	0,258
	11.07	0,80	0,014	0,81	0,011	-0,057	0,956
	31.07	0,84	0,014	0,83	0,013	0,331	0,748
	14.08	0,85	0,014	0,86	0,009	-0,403	0,695
	30.08	0,84	0,014	0,85	0,010	-0,639	0,537
	15.09	0,84	0,014	0,83	0,009	0,526	0,611
	01.10	0,76	0,011	0,74	0,009	1,484	0,172
	16.10	0,44	0,007	0,45	0,008	-1,019	0,332
	01.11	0,36	0,011	0,36	0,007	-0,005	0,996

Kuna eeldati, et lehepinna sesoonne dünaamika sõltub kasvuperioodi ilmatingimustest, siis koostati FAHMil asuva automaatse ilmajaama andmete põhjal ülevaade 2012. aasta kasvuperioodi temperatuuri ja sademete dünaamikast. Arvutati kuude keskmised temperatuurid ja sademete summad (Joonis 11) ning ööpäevased ja päevased keskmised temperatuurid (Joonis 12).



Joonis 11. 2012. a kasvuperioodi kuude keskmised temperatuurid (joon) ja sademete summad (tulbad) FAHM ilmajaama andmete põhjal.

2012. a oli mõnevõrra jahedam ja vihasem kui sellele eelnenud 2011. ja 2010. aasta. Kõige soojem kuu oli juuli (18,7 °C). Kevade teisel poolel ja sügisel oli sademeid piisavalt, vaid juulis valitses kerge põud (Joonis 12).



Joonis 12. Ööpäeva keskmise (heleroheline joon) ja päevase aja keskmise (sinine joon) õhutemperatuuri dünaamika vaatlusperioodil, punased ringid tähistavad pildistamiskorrasid.

Esimese pildistamise ajaks oli keskmine õhutemperatuur tõusnud üle 10 °C ja pungad olid juba puhkenud. 1.-2. ja 2.-3. pildistamise vahel tõusis keskmine temperatuur kohati 20 kraadini. Kolmanda pildistamiskorra ajal ja paaril sellejärgsel päeval langes õhutemperatuur uuesti 10 kraadini. Edasi keskmine temp tõusis ja saavutas maksimumi 29. juulil (30,2 °C). Puurinde katvus saavutas maksimumi kaks nädalat hiljem - 14. augustiks, mil temperatuur oli juba hakanud langema. Kõige intensiivsem lehtede varisemine toimus enne eelviimast pildistamist ja varisekorjet. Sellel perioodil langes ka keskmine temperatuur esmakordselt pärast suve pikemaks ajaks alla 10 °C. Kõik lehed olid varisenud viimaseks varisekorjeks 1. novembril, paar päeva varem langes temperatuur 0 °C.

4. ARUTELU

Magistritöös kasutati kahte erinevat meetodit, mis on üldlevinud suurte puude lehepinna hindamisel (varise kogumise meetod ja poolsfäärifotode meetod). Mõlemad meetodid on siiski kaudsed ja ei mõõda otseselt uuritavate puude lehepinda. Varisekorjete puhul hinnatakse vaid väikesele alale langenud lehtede kogust, mis sõltub muuhulgas tuulest ja ümbritsevatest puudest. Kalasilmafotodelt analüüsitakse aga kogu päikesevalguse langemist takistavat pinda, sh puutüvesid ja oksi ning ei eristata üksteise kohal asuvaid lehti. Lisaks on varem sagedasti kasutatud analüüsiprogrammidele (nt GLA) ette heidetud nende suurt subjektiivsust, st mõõtja paneb oma tunde järgi paika läviväärtuse, mille põhjal kaetud ja katmata pildiosade eristamine toimub. Selles osas on käesolevas töös esmakordselt testitud ja kasutatud uudne pilditöötlusprogramm HSP (programmi autor Mait Lang Eesti Maaülikoolist) vähem subjektiivne ja võimaldab lehestiku katvuse analüüsi erinevates seniidinurkade vahemikes.

Mõlemat hinnangumeetodit kasutades saadi põhiliseks tulemuseks, et suurendatud õhuniiskuse tingimustes kasvanud hübriidhaabade lehepind on väiksem kui tavatingimustes kasvanud puudel. Kuna lehepind on otseselt seotud puude kasvuks vajaliku energia salvestamisega, ning puude juurdekasv on nii üldiselt kui ka konkreetses katses positiivses korrelatsioonis lehestiku pindalaga (Rosenväld jt. 2014), siis on käesoleva töö tulemused kooskõlas juba varem saadud tulemusega, et hübriidhaavad kasvavad katses FAHM suurendatud õhuniiskuse tingimustes aeglasemalt kui kontrollaladel (Tullus jt., 2012b).

Seega võib öelda, et peamine hüpotees lehepinna kiiremast kasvust suurendatud õhuniiskuse tingimustes ei leidnud kinnitust. Kevadel muutus lehepind niiskes õhus esialgu sarnaselt kontrolliga, kuid seejärel toimus lühiajaline seisak lehepinna edasises kasvus. Seda võib seletada mai lõpus ja juuni alguses esinenud õhutemperatuuri jähkenemisega ning vihmase perioodiga, mis võis põhjustada hübriidhaava lehestiku kasvu peatumise niisutusringides, kus nagunii esines kontrollringidest kohati madalam õhu- ja lehtede temperatuur (Kupper jt., 2011; Hansen jt., 2013). Lisaks sellele püsib niisutusringides muld vähenenud transpiratsiooni tõttu niiskem (Hansen jt. 2013) ning

mainitud perioodil ei saa välistada ka ajutist mulla liigniiskust, mis reeglina pärssib hübriidhaabade kasvu (Tullus, 2010).

Väiksema lehepinnaga kaasnes niisutusringides ka lehtede madalam lämmastiksisaldus (Tullus jt., 2012b), mis viitab sellele, et lämmastiku omastamine oli niisutusringides pärssitud. See võis olla tingitud väiksema transpiratsiooniga kaasnenud vähenenud lämmastiku transpordist veevooluga, aga ka aeroobsuse vähenemisest niisutusringide mullas (Parts jt., 2014). Seega ei domineeri niisutuskatses FAHM haabade puhul mitte paranenud veerežiimi positiivne mõju, vaid pigem vähenenud lämmastiku omastamise negatiivne mõju, mis on suurem niiskel ja jahedal perioodil. Võiks oletada, et veerežiimi paranemise positiivne mõju hakkab domineerima väga kuumadel ning kuivadel suvedel, kuid 2012. aasta suvi oli pigem niiske ja jahe.

Kontroll- ja niisutusringi vahelised erinevused poolsfäärifotode analüüsi põhjal hinnatud puurinde katvuses olid usaldatavad ainult poolsfääri ülemises osas (seniidinurga vahemikus 0–45°). Poolsfääri alumises osas toimus katvuse suurenemine suve algul ja vähenemine sügisel nii niisutuses kui ka kontrollis sarnaselt. See on seletatav asjaoluga, et kuna katseringi diameeter on 14 meetrit, siis poolsfääri alumisse osasse jäid lisaks katseringis olnud puudele ka ümbritseva puhveristanduse puud, millele töötlust ei rakendatud, aga ka alustaimestik. Samas poolsfääri ülemine osa iseloomustas selgelt pildistamispositsiooni kohal kasvavaid katseringi puid. Seega on poolsfäärifotode kasutamisel mõistlik katvusi hinnata pigem piiratud seniidinurkade vahemikus, sest see tagab erinevate alade parema eristumise. Edaspidi tuleks ka põhjalikumalt analüüsida millises seniitnurkade vahemikus poolsfäärifotod parima tulemuse annavad.

Sügisel toimus hübriidhaabade lehtede intensiivne varisemine niiskes õhus veidi varem kui kontrollringidel. Kuigi erinevus ei olnud väga suur on tegemist täiesti vastupidise tulemusega, võrreldes arukaskedega samas katses, kelle lehtede varisemine algas kõigil katseaastatel niiskes õhus tunduvalt hiljem (Godbold jt., 2014). Tegemist võib olla liigilise erinevusega, sest lehtede varisemine võib erinevatel liikidel erinevalt mullaniiskusest sõltuda.

Siinkohal tuleb aga silmas pidada, et FAHM katses kasutatakse ainult ühte kloonide kuuluvaid (st geneetiliselt identseid) hübriidhaabasid ja seemnetekkelisi arukaskesid.

Puude plastilisus keskkonnaga kohanemiseks on seetõttu kaskedel tõenäoliselt parem. Varasemad uuringud hübriidhaabade aklimatiseerumisest muudetud keskkonningimustega on näidanud olulisi erinevusi kloonide vahel (Oksanen jt., 2001), seega ei ole arvatavasti päris korrektne laiendada käesoleva töö tulemusi haabadele üldiselt, kuna tegemist võib olla ka konkreetse klooni (genotüübi) eripäraga.

KOKKUVÕTE

Maa atmosfääri paiskub üha enam kasvuhoonegaase, nagu süsinikdioksiid ja metaan, mille tulemusel toimub ülemaailmne kliimasoojenemine. Baltimaades prognoositakse lisaks õhutemperatuuri tõusule ka olulist sademete hulga kasvu ning veeauru osakaalu suurenemist atmosfääris. Taimedel tuleb kohaneda muutunud ilmastikuoludega.

Lehestikul on keskne roll taime funktsioneerimises. Lehepinda mõjutavad valgus, õhuniiskus, mullaniiskus, avatus tuulele, temperatuur ja CO₂ sisaldus atmosfääris. Käesolevas magistritöös vaadeldi suurendatud õhuniiskuse mõju hübriidhaava lehepinnale metsaökosüsteemi õhuniiskusega manipuleerimise (FAHM) katsealal 2012. aasta kasvuperioodil. Püstitati hüpotees, mille kohaselt kiireneb puude lehepinna kasv suurendatud õhuniiskuse tingimustes ning muutub ka sesoonne lehepinna dünaamika.

Hübriidhaab on osutunud üheks kiiremakasvulisemaks lehtpuuks Põhja- ja Baltimaades ning sobib hästi endiste põllumajandusmaade ja kaevandusalade metsastamiseks. Hübriidhaava kasvatamise eesmärgiks on toota lühikese raieringiga paberi- ja energiapuitu ning haavapalki.

Eksperimendi tulemuste põhjal selgus, et hüpotees lehepinna kiiremast kasvust suurendatud õhuniiskuse tingimustes ei leidnud kinnitust. Suurendatud õhuniiskuse tingimustes moodustus pigem vähem lehepinda, mis on kooskõlas puude aeglasema kasvuga neis ringides. Sügisel intensiivistus hübriidhaabade lehtede varisemine niiskes õhus veidi varem kui kontrollringides. Arvestades seda, et varasemad uuringud hübriidhaabade aklimatiseerumisest muudetud keskkonnatingimustes on näidanud olulisi erinevusi kloonide vahel ja antud katses vaadeldi ainult ühte klooni, siis ei saa käesoleva töö tulemusi enne täiendavaid uuringuid laiendada haabadele üldiselt, kuna tegemist võib olla ka konkreetse klooni eripäraga.

SUMMARY

Leaf area dynamics of hybrid aspen (*Populus tremula* L. × *P. tremuloides* Michx.) under elevated air humidity conditions

More greenhouse gases, such as CO₂ and methane are being released into atmosphere, which causes global warming. It is predicted that temperature, precipitation and atmospheric water content will likely increase in Baltic region. Therefore plants have to acclimate to altered air humidity conditions.

The leaves have a principal role in plants functioning. Leaf area is influenced by light, atmospheric water content, soil water content, exposure to wind, temperature and concentration of atmospheric CO₂. In the present study it was observed how increased atmospheric water content affects leaf area of hybrid aspen in the Free Air Humidity Manipulation (FAHM) experimental facility during 2012 growth period. It was hypothesised that the growth of leaf area increases and the seasonal leaf dynamics changes in conditions of increased atmospheric water content.

Hybrid aspen which is recommended for afforestation of abandoned mines and agricultural land, has proved to be one of the fastest growing hardwood in Northern Europe and Baltic countries. The aim of growing hybrid aspen is to produce paper- and energywood and also aspen log with short-rotation periods.

Based on the results of the experiment, the hypothesis of faster growth of leaf area in conditions of increased atmospheric humidity was rejected. The leaf area rather decreased which is consistent with slower growth rate of tree in these circles. The leaf fall of the trees growing under increased atmospheric humidity conditions intensified somewhat earlier in autumn than under ambient conditions. Considering that the earlier studies of acclimation of hybrid aspens in altered environmental conditions have shown substantial differences between clones, and only one clone was observed in the present experiment, we cannot expand the results of the present study to aspens in

general, before additional studies are made because such response might be characteristic to the particular clone.

TÄNUAVALDUSED

Soovin avaldada tänu juhendajale Arvo Tullus'ele ja kaasjuhendajale Anu Sõber'ile, kes olid igati abiks ja toeks käesoleva magistritöö koostamisel. Avaldan tänu HSP programmi väljatöötanud Mait Lang'ile, kes juhendas mind programmiga töötamisel ning jagas nõuandeid piltide ja saadud andmete töötlemiseks. Samuti tänan Maarja Kukk'e, kes oli abiks lehtede pindala mõõtmisel ja Jaak Sõber'it, kellelt pärinevad katseala ilmaandmed.

KASUTATUD MATERJALID

Kasutatud trükised

Aber, J. D., Federer, C. A. 1992. A generalized, lumped-parameter model of photosynthesis, evapotranspiration and net primary production in temperate and boreal forest ecosystems. *Oecologia* 92: 463–474.

Allen, M. R., Ingram, W. J. 2002. Constraints on future changes in climate and the hydrologic cycle. *Nature* 419: 224–232.

Bacon, M. A. 2004. Water use efficiency in plant biology. Oxford: Blackwell Publishing Ltd/CRC Press.

Bovard, B. D., Curtis, P. S., Vogel, C. S., Su, H.-B., Schmid, H. P. 2005. Environmental controls on sap flow in a northern hardwood forest. *Tree Physiology* 25: 31–38.

Brodribb, T. J. 2009. Xylem hydraulic physiology: the functional backbone of terrestrial plant productivity. *Plant Science* 177: 245–251.

Calfapietra, C., Gielen, B., Galema, A. N. J., Lukac, M., De Angelis, P., Moscatelli, M. C., Ceulemans, R., Scarascia-Mugnozza, G. 2003. Free-air CO₂ enrichment (FACE) enhances biomass production in a short-rotation poplar plantation. *Tree Physiology* 23: 805–814.

Castro-Díez, P., Puyravaud, J. P., Cornelissen, J. H. C., 2000. Leaf structure and anatomy as related to leaf mass per area variation in seedlings of a wide range of woody plant species and types. *Oecologia* 124: 476-486

Cescatti, A. 2007. Indirect estimates of canopy gap fraction based on the linear conversion of hemispherical photographs: methodology and comparison with standard thresholding techniques. *Agricultural and Forest Meteorology* 143: 1-12.

Chianucci, F., Cutini, A. 2013. Estimation of canopy properties in deciduous forests with digital hemispherical and cover photography. *Agricultural and Forest Meteorology* 168: 130-139.

Clifton-Brown, J. C., Jones, M. B. 1999. Alteration of transpiration rate, by changing air vapour pressure deficit, influences leaf extension rate transiently in *Misscanthus*. *Journal of Experimental Botany* 50: 1393-1401.

Combes, D., Sinoquet, H., Varlet-Grancher, C. 2000. Preliminary measurement and simulation of the spatial distribution of morphogenetically active radiation (MAR) within an isolated tree canopy. *Annals of Forest Science* 57: 497–511.

del Amor, F. M., Marcelis, L. F. M. 2005. Regulation of growth and nutrient uptake under different transpiration regimes. *Acta Horticulturae* 697: 523–528.

DeLucia, E. H., Maherali, H., Carey, E. V., 2000. Climate-driven changes in biomass allocation in pines. *Global Change Biology* 6: 587–593.

Dessler, A. E., Sherwood, S. C. 2009. Atmospheric Science. A Matter of Humidity. *Science* 323: 1020–1021.

Dessler, A. E., Zhang, Z., Yang, P. 2008. Water-vapor climate feedback inferred from climate fluctuations, 2003–2008. *Geophysical Research Letters* 35: L20704.

EEA. 2012. Climate change, impacts and vulnerability in Europe. EEA Report No 12/2012.

Falloon, P., Betts, R. 2010. Climate impacts on European agriculture and water management in the context of adaptation and mitigation: the importance of an integrated approach. *Science of the Total Environment* 408: 5667–5687.

FAO. 2010. Global forest resources assessment. Main report, FAO, Rome. 378 pp.

FAOSTAT. 2010. FAO Statistics Division 2010. Retrieved December 1, 2010, from <http://faostat.fao.org/>.

Feild, T. S., Sage, T. L., Czerniak, C., Iles W. J. D. 2005. Hydathodal leaf teeth of *Chloranthus japonicus* (*Chloranthaceae*) prevent guttation-induced flooding of the mesophyll. *Plant, Cell & Environment* 28: 1179–1190.

Fisichelli, N., Frelich, L. E., Reich, P. B. 2012. Sapling growth responses to warmer temperatures ‘cooled’ by browse pressure. *Global Change Biology* 18: 3455–3463.

Frak, E., Le Roux, X., Millard, P., Adam, B., Dreyer, E., Escuit, C., Sinoquet, H., Vandame, M., Varlet-Grancher, C. 2002. Spatial distribution of leaf nitrogen and photosynthetic capacity within the foliage of individual trees: disentangling the effects of local light quality, leaf irradiance, and transpiration. *Journal of experimental Botany* 378: 2207–2216.

Geñard, M., Baret, F., Simon, D. 2000. A 3D peach canopy model used to evaluate the effect of tree architecture and density on photosynthesis at a range of scales. *Ecological Modelling* 128: 197–209.

Gilseröd, H. R., Mortensen, L. M. 1990. Relative humidity and nutrient concentration affect nutrient uptake and growth of *Begonia×hiemalis*. *Hort Science* 25: 524–526.

Givnish, T. J. 1988. Adaption to sun and shade: a hole-plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology* 15: 63-92.

Grime, J. P., 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111: 1169–1194.

Godbold, D., Tullus, A., Kupper, P., Söber, J., Ostonen, I., Godbold, J. A., Lukac, M., Ahmed, I. U., Smith, A. R. 2014. Elevated atmospheric CO₂ and humidity delay leaf fall in *Betula pendula*, but not in *Alnus glutinosa* or *Populus tremula* × *tremuloides*. *Annals of Forest Science* (in press).

Greenwood, D. R. 1992. Taphonomic constraints on foliar physiognomic interpretations of Late Cretaceous and Tertiary paleoclimates. *Review of Palaeobotany and Palynology* 71: 149–190.

Grote, R., Pretzsch, H. 2002. A model for individual tree development based on physiological processes. *Plant Biology* 4: 167–180.

Hansen, R., Mander, Ü., Soosaar, K., Maddison, M., Lõhmus, K., Kupper, P., Kanal, A., Sõber, J. 2013. Greenhouse gas fluxes in an open air humidity manipulation experiment. *Landscape Ecology* 28: 637–649.

Held, I. M., Soden, B. J. 2000. Water vapor feedback and global warming. *Annual Review of Energy and the Environment* 25: 441–475.

Herms, D. A., Mattson, W. J. 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. *The Quarterly Review of Biology* 67: 283–335.

Hölscher, D., Koch, O., Korn, S., Leuschner, C. 2005. Sap flux of five co-occurring tree species in a temperate broad-leaved forest during seasonal soil drought. *Trees* 19: 628–637.

IPCC. 2007. *Climate Change 2007: The Physical Science Basis*. Cambridge: Cambridge University Press. 996 pp.

IPCC. 2013. *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 1535 pp.

Jach, M. E., Ceulemans, R., Murray, M. B. 2001. Impact of greenhouse gases on the phenology of forest trees. *In* *The Impact of Carbon Dioxide and Other Greenhouse*

Gases on Forest Ecosystems. Eds. D. F. Karnosky, R. Ceulemans, G. E. Scarascia-Mugnozza and J. L. Innes. CABI Publishing, Oxford, pp 193-223.

Johnson, D. M., Smith, W. K. 2008. Cloud immersion alters microclimate, photosynthesis and water relations in *Rhododendron catawbiense* and *Abies fraseri* seedlings in the southern Appalachian Mountains, USA. *Tree Physiology* 28: 385–392.

Johnson, J. D., Tognetti, R., Michelozzi, M., Pinzauti, S., Minotta, G., Borghetti, M., 1997. Ecophysiological responses of *Fagus sylvatica* seedlings to changing light conditions. II. The interaction of light environment and soil fertility on seedling physiology. *Physiol. Plant* 101: 124–134.

Kjellström, E. 2004. Recent and future signatures of climate change in Europe. *Ambio* 33: 193–198.

King, J. S., Kubiske, M. E., Pregitzer, K. S. Hendrey, G. R., McDonald, E. P., Giardina, C. P., Quinn, V. S., Kanorsky, D. F. 2005. Tropospheric O₃ compromises net primary production in young stands of trembling aspen, paper birch and sugar maple in response to elevated atmospheric CO₂. *New Phytologist* 168: 623–636.

Kont, A., Jaagus, J., Aunap, R. 2003. Climate change scenarios and the effect of sea-level rise for Estonia. *Global and Planetary Change* 36: 1–15.

Kull, O., Jarvis, P. G. 1995. The role of nitrogen in a simple scheme to scale-up photosynthesis from leaf to canopy. *Plant, Cell & Environment* 18: 1174–1182.

Kull, O., Kruijt, B. 1998. Leaf photosynthetic light response: a mechanistic model for scaling photosynthesis to leaves and canopies. *Functional Ecology* 12: 767–777.

Kupper, P., Söber, J., Sellin, A., Löhmus, K., Tullus, A., Räim, O., Lubenets, K., Tulva, I., Uri, V., Zobel, M., Kull, O., Söber, A. 2011. An experimental facility for Free Air Humidity Manipulation (FAHM) can alter water flux through deciduous tree canopy. *Environmental and Experimental Botany* 72: 432-438.

Lang, M. 2014. Poolsfääripiltide töötlemise programmi HSP HemiSPherical Project Manager ver: 1.2.2087 kasutusjuhend. 22 lk.

Lang, M., Kuusk, A., Mõttus, M., Rautiainen, M., and Nilson, T. 2010. Canopy gap fraction estimation from digital hemispherical images using sky radiance models and a linear conversion method. *Agricultural and Forest Meteorology* 150: 20-29.

Leuschner, C. 2002. Air humidity as an ecological actor for woodland herbs: leaf water status, nutrient uptake, leaf anatomy, and productivity of eight species grown at low or high vpd levels. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 197: 262–274.

Lenzion, J., Leuschner, C. 2008. Growth of European beech (*Fagus sylvatica* L.) saplings is limited by elevated atmospheric vapour pressure deficits. *Forest Ecology and Management* 256: 648–655.

Lindner, M., Maroschek, M., Netherer, S., Kremer, A., Barbati, A. Garcia-Gonzalo, J., Seidl, R., Delzon, S., Corona, P., Kolström, M., Lexer, M. J., Marchetti, M. 2010. Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management* 259: 698–709.

Liu, N., Dang, Q.-L., Parker, W. H. 2006. Genetic variation of *Populus tremuloides* in ecophysiological responses to CO₂ elevation. *Canadian Journal of Botany* 84: 294–302.

Lu, X., Cheng, G. 2009. Climate change effects on soil carbon dynamics and greenhouse gas emissions in *Abies* fabric forest in subalpine, southwest China. *Soil Biology & Biochemistry* 41:1015–1021.

Matilda. 2010. Agricultural statistics. Retrieved May 5, 2011 from <http://www.maataloustilastot.fi/en/utilised-agriculturalarea>.

Meinzer, F. C. 2003. Functional convergence in plant responses to the environment. *Oecologia* 134: 1–11.

Mendes, M. M., Gazarini, L. C., Rodrigues, M. L. 2001. Acclimation of *Myrtus communis* to contrasting Mediterranean light environments - effects on structure and chemical composition of foliage and plant water relations. *Environmental and Experimental Botany* 45: 165–178.

Muraoka, H., Tang, Y., Kolzumi, H., Washitani, I. 1997. Combined effects of light and water availability on photosynthesis and growth of *Arisaema heterophyllum* in the forest understory and an open site. *Oecologia* 112: 26–34.

Naidu, S. L., DeLucia, E. H. 1998. Physiological and morphological acclimation of shade-grown tree seedlings to late-season canopy gap formation. *Plant Ecology* 138: 27–40.

New, M., Hulme, M., Jones, P. 2000. Representing twentieth-century space–time climate variability. Part II: development of 1901–96 Monthly Grids of Terrestrial Surface Climate. *Journal of Climate* 13: 2217–2238.

Niglas, A., Kupper, P., Tullus, A., Sellin, A. 2014. Responses of sap flow, leaf gas exchange and growth of hybrid aspen to elevated atmospheric humidity under field conditions. *AoB Plants*, plu021.

Niinemets, Ü. 1997. Acclimation to low irradiance in *Picea abies*: influences of past and present light climate on foliage structure and function. *Tree Physiology* 17: 723–732.

Niinemets, Ü., Kull, O., Tenhunen, J. D., 1998. An analysis of light effects on foliar morphology, physiology and light interception in temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance. *Tree Physiology* 18: 681–696.

Niinemets, Ü., Tenhunen, J. D., 1997. A model separating leaf structural and physiological effects on carbon gain along light gradients for the shade-tolerant species *Acer saccharum*. *Plant, Cell & Environment* 20: 845–866.

Noormets, A., McDonald, E. P., Dickinson, R. E., Kruger, E. L., Söber, A., Isebrands, J. G., Kanorsky, D. F. 2001. The effect of elevated carbon dioxide and ozone on leaf-and

branch-level photosynthesis and potential plant-level carbon gain in aspen. *Trees - Structure and Function* 15: 262-270.

Norby, R. J., Luo, Y. 2004. Evaluating ecosystem responses to rising atmospheric CO₂ and global warming in a multi-factor world. *New Phytologist* 162: 281–293.

Oksanen, E., Amores, G., Kokko, H., Santamaria, J. M., Kärenlampi, L. 2001. Genotypic variation in growth and physiological responses of Finnish hybrid aspen (*Populus tremuloides* × *P. tremula*) to elevated tropospheric ozone concentration. *Tree Physiology* 21: 1171-1181.

Oren, R., Pataki D. E. 2001. Transpiration in response to variation in microclimate and soil moisture in southeastern deciduous forests. *Oecologia* 127: 549–559.

Oren, R., Sperry, J. S., Katul, G. G., Pataki, D. E., Ewers, B. E., Phillips, N., Schäfer, K. V. R. 1999. Survey and synthesis of intra- and interspecific variation in stomatal sensitivity to vapour pressure deficit. *Plant Cell and Environment* 22: 1515–1526.

Pagani, M., Pedentchouk, N., Huber, M., Sluijs, A., Schouten, S., Brinkhuis, H., Sinninghe Damsté, J. S., Dickens, G. R., Backman, J., Clemens, S., Cronin, T., Eynaud, F., Gattacceca, J., Jakobsson, M., Jordan, R., Kaminski, M., King, J, Koc, N., Martinez, N. C., McInroy, D., Moore, T. C. Jr., O'Regan, M., Onodera, J., Pälike, H., Rea, B., Rio, D., Sakamoto, T., Smith, D. C., St John, K. E. K., Suto, I., Suzuki, N., Takahashi, K., Watanabe, M., Yamamoto, M. 2006. Arctic hydrology during global warming at the Palaeocene/Eocene thermal maximum. *Nature* 442: 671–675.

Parts, K., Tedersoo, L., Lõhmus, K., Kupper, P., Rosenthal, K., Söber, A., Ostonen, I. 2013. Increased air humidity and understory composition shape short root traits and the colonizing ectomycorrhizal fungal community in silver birch stand. *Forest Ecology and Management* 310: 720–728.

Pataki D. E., Oren, R., Katul, G., Sigmon, J. 1998. Canopy conductance of *Pinus taeda*, *Liquidambar styraciflua* and *Quercus phellos* under varying atmospheric and soil water conditions. *Tree Physiology* 18: 307–315.

Pearcy, R. W., Sims, D. A., 1994. Photosynthetic acclimation to changing environments: scaling from the leaf to the whole plant. In: Caldwell, M. M., Pearcy, R. W. (Ed.), *Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants: Ecophysiological Processes Above and Below Ground*. Academic Press, San Diego, pp. 145–174.

Peterson, U., Aunap, R. 1998. Changes in agricultural land use in Estonia in the 1990s detected with multitemporal Landsat MSS imagery. *Landscape and Urban Planning* 41: 193–201.

Quinn, P. J. 1985. A lipid phase separation model of low temperature damage to biological membranes. *Cryobiology* 22: 28–46.

Reich, P. B., Walters, M. B., Ellsworth, D. S., 1997. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 94: 13730–13734.

Reinhardt, K. Smith, W. K. 2008. Impacts of cloud immersion on microclimate, photosynthesis and water relations of *Abies faseri* (Pursh.) Poiret in a temperate mountain cloud forest. *Oecologia* 158: 229–238.

Riikonen, J., Kets, K., Darbaj, J., Oksanen, E., Söber, A., Vapaavuori, E., Kubiske, M. E., Nelson, N., Karnosky, D. F. 2008. Carbon gain and bud physiology in *Populus tremuloides* and *Betula papyrifera* grown under long-term exposure to elevated concentrations of CO₂ and O₃. *Tree Physiology*, 28(2): 243 - 254.

Royer, D. L., Wilf, P., Janesko, D.A., Kowalski, E. A., Dilcher, D. L. 2005. Correlations of climate and plant ecology to leaf size and shape: potential proxies for the fossil record. *American Journal of Botany* 92: 1141–1151.

Royer, D. L., Wilf, P. 2006. Why do toothed leaves correlate with cold climates? Gas exchange at leaf margins provides new insights into a classic paleotemperature proxy. *International Journal of Plant Sciences* 167: 11–18.

- Rytter, L., Johansson, T. Karačić, A., Weih, M. 2011. Investigation for a Swedish research program on the genus *Populus*. Arbetsrapport No. 733. Uppsala: Skogforsk.
- Saxe, H., Cannell, M. G. R., Johnsen, Ø., Ryan, M. G., Vourlitis, G. 2001. Tree and forest functioning in response to global warming. *New Phytologist* 149: 369-400.
- Schäfer, K. V. R., Vanderklein, D. V. 2011. The Physical Environment Within Forests. *Nature Education Knowledge* 2: 5.
- Sellin, A., Kupper, P. 2004. Within-crown variation in leaf conductance of Norway spruce: effects of irradiance, vapour pressure deficit, leaf water status and plant hydraulic constraints. *Annals of Forest Science* 61: 419–429.
- Sellin, A., Kupper, P. 2005. Effects of light availability versus hydraulic constraints on stomatal responses within a crown of silver birch. *Oecologia* 142: 388–397.
- Sellin, A., Tullus, A., Niglas, A., Õunapuu, E., Karusion, A., Lõhmus, K. 2013. Humidity-driven changes in growth rate, photosynthetic capacity, hydraulic properties and other functional traits in silver birch (*Betula pendula*). *Ecological Research* 28: 523–535.
- Sellin, A., Õunapuu, E., Karusion, A. 2010. Experimental evidence supporting the concept of light mediated modulation of stem hydraulic conductance. *Tree Physiology* 30: 1528-1535.
- Senser, M., Beck, E. 1982. Frost resistance in Spruce (*Picea abies* (L.) Karst): V. Influence of photoperiod and temperature on the membrane lipids of the needles. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie* 108: 71–85.
- Soden, B. J., Jackson, D. L., Ramaswamy, V., Schwarzkopf, M. D., Huang, X. 2005. The radiative signature of upper tropospheric moistening. *Science* 310: 841–844.
- Statistics Sweden. 2010. Yearbook of agricultural statistics 2010, p. 388. Stockholm & Örebro: Statistics Sweden.

Taylor, G., Davies, W. J. 1986. Yield Turgor of Growing Leaves of *Betula* and *Acer*. *New Phytologist* 104: 347-353.

Traiser, C., Klotz, S., Uhl, D., Mosbrugger, V. 2005. Environmental signals from leaves – a physiognomic analysis of European vegetation. *New Phytologist* 166: 465–484.

Trnka, M., Olesen, J. E., Kersebaum, K. C., Skjelvag A. O., Eitzinger J., Seguin, B., Peltonen-Sainio, P., Rotter, R., Iglesias, A., Orlandini, S., Dubrovsky, M., Hlavinka, P., Balek, J., Eckersten, H., Cloppet, E., Calanca, P., Gobin, A., Vucetic, V., Nejedlik, P., Kumar, S., Lalic, B., Mestre, A., Rossi, F., Kozyra, J., Alexandrov, V., Semerádova, D., Zalud, Z. 2011. Agroclimatic conditions in Europe under climate change. *Global Change Biology* 17: 2298–2318.

Tullus, A. 2010. Tree growth and the factors affecting it in young hybrid aspen plantations. (Doktoritöö) Tartu: Eesti Maaülikool, 152 lk.

Tullus, A., Kupper, P., Sellin, A., Parts, L., Sõber, J., Tullus, T., Lõhmus, K., Sõber, A., Tullus, H. 2012a. Climate Change at Northern Latitudes: Rising Atmospheric Humidity Decreases Transpiration, N-Uptake and Growth Rate of Hybrid Aspen. *PLoS ONE* 7: e42648.

Tullus, A., Rytter, L., Tullus, T., Weih, M., Tullus, H. 2012b. Short-rotation forestry with hybrid aspen (*Populus tremula* L.6*P. tremuloides* Michx.) in Northern Europe. *Scandinavian Journal of Forest Research* 27: 10–29.

Tullus, A., Soo, T., Tullus, H., Vares, A., Kanal, A., Roosalu, E. 2008. Early growth and floristic diversity of hybrid aspen (*Populus x wettsteinii* Hämet-Ahti) plantations on a reclaimed opencast oil shale quarry in North-East Estonia. *Oil Shale* 25: 57-74.

Tullus, H. 2012. Climate Change at Northern Latitudes: Rising Atmospheric Humidity Decreases Transpiration, N-Uptake and Growth Rate of Hybrid Aspen. *PLoS ONE* 7: e42648.

Tullus, H., Vares, A. (koostajad). 2001, Lehtpuistute kasvatamine Eestis. Tartu. 139 lk.

Tyree, M. T., Zimmermann, M. H. 2002. Xylem structure and the ascent of sap. Berlin, Germany: Springer.

Valladares, F., Pearcy, R. W. 1998. The functional ecology of shoot architecture in sun and shade plants of *Heteromeles arbutifolia* M. Roem., a Californian chaparral shrub. *Oecologia* 114: 1–10.

Vares, A., Tullus, A., Raudoja A. 2003. Hübriidhaab. Ökoloogia ja majandamine. Tartu. 96 lk.

Way, D. A., Oren, R. 2010. Differential responses to changes in growth temperature between trees from different functional groups and biomes: a review and synthesis of data. *Tree Physiology* 30: 669–688.

Wayne, P. M., Bazzaz, F. A. 1993. Birch seedling responses to daily time courses of light in experimental forest gaps and shadehouses. *Ecology* 74: 1500–1515.

Welti, R., Li, W., Li, M., Sang, Y., Biesiada, H., Zhou, H.-E, Rajashekar, C. B., Williams, T. D., Wang, X. 2002. Profiling membrane lipids in plants stress responses. Role of phospholipase D α in freezing induced lipid changes in *Arabidopsis*; *Journal of Biological Chemistry* 277: 31994–32002.

Wentz, F. J., Ricciardulli, L., Hilburn, K., Mears, C. 2007. How much more rain will global warming bring? *Science* 317: 233–235.

Wilf, P., Wing, S. L., Greenwood, D. R., Greenwood, C. L. 1998. Using fossil leaves as paleoprecipitation indicators: an Eocene example. *Geology* 26: 203–206.

Williams, W. P. 1990. Cold-induced lipid phase transitions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 326: 555–67.

Wing S, Bao H, Koch PL. 2000. An Eocene cool period? Evidence for continental cooling during the warmest part of the Cenozoic. In: Huber BT, MacCleod KG, Wing S, eds. Warm climates in earth history. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 197–237.

Xue, Q., Weiss, A., Arkebauer, T. J., Baenziger, P. S. 2004. Influence of soil water status and atmospheric vapor pressure deficit on leaf gas exchange in field-grown winter wheat. *Environmental and Experimental Botany* 51: 167–179.

Kasutatud käsikirjad

Rosenvald, K., Tullus, A., Ostonen, I., Uri, V., Kupper, P., Aosaar, J., Varik, M., Sõber, J., Niglas, A., Hansen, R., Rohula, G., Kukk, M., Sõber, A., Lõhmus, K. 2014. The effect of elevated air humidity on young silver birch and hybrid aspen biomass allocation and accumulation – acclimation mechanisms and capacity. Submitted to *Forest Ecology and Management*.

Kasutatud normatiivmaterjal

DIRECTIVE 2009/28/EC OF THE EUROPEAN PARLIAMENT AND OF THE COUNCIL of 23 April 2009 on the promotion of the use of energy from renewable sources and amending and subsequently repealing Directives 2001/77/EC and 2003/30/EC.

Kasutatud internetileheküljed

Katseala kirjeldus, 2009. Tartu Ülikooli Loodus- ja tehnoloogiateaduskond. [<http://www4.lote.ut.ee/694217>]. 13. mai 2014.

Suulised teated

Autori vestlus Tartu Ülikooli Ökoloogia- ja Maateaduste instituudi botaanika osakonna teadur Arvo Tullus'ega 12. mail 2014 (märkmed autori valduses).

**Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks
tegemiseks**

Mina, Margit Nõgene,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose
„Hübriidhaava (*Populus tremula* L. × *P. tremuloides* Michx.) lehepinna dünaamika
suurendatud õhuniiskuse tingimustes“,

mille juhendaja on Arvo Tullus ja kaasjuhendaja Anu Sõber,

- 1.1. reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil,
sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse
tähtaja lõppemiseni;
- 1.2. üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhul-
gas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.
2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega
isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, **27.05.2014**